

УДК 576.895.425

**ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ MONTIVAGUM DINUMERALE
И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У КЛЕЩЕЙ-КРАСНОТЕЛОК
(ACARI: TROMBICULIDAE)**

© А. А. Стекольников

Изучена внутривидовая морфологическая изменчивость клеща-краснотелки *Montivagum dihumale* (Traub et Nadchatram, 1967). Выявлены экогеографические закономерности изменчивости: общий размер особи увеличивается с ростом высокогорного характера ландшафта. Показатели числа щетинок идиосомы варьируют независимо от размерных характеристик и по этим признакам наиболее сходными оказываются географически близкие популяции. Вместе с тем числа щетинок разных типов играют ведущую роль при разграничении близких видов рода *Montivagum*, в то время как экогеографические закономерности на уровне межвидовых различий в этом роде не обнаружены. В результате выдвинута гипотеза о том, что основным фактором видообразования в роде *Montivagum* является значительная степень изолированности местных популяций, разделенных высокими горными хребтами Центральной Азии. Региональный характер такого способа видообразования подтверждается сравнением с другими таксонами краснотелок.

Род *Montivagum* Kidryashova, 1988 был выделен из *Leptotrombidium* Nagayo, Miyagawa et al., 1916 и включал представителей группы видов *abidi*, установленной ранее (Vercammen-Grandjean, Langston, 1976). В состав рода не вошел только аберрантный вид *L. baltalense* Vercammen-Grandjean et Langston, 1976, обладающий необычно большим числом щетинок на лапках ног. Н. И. Кудряшовой (1988) были также описаны 2 новых вида и 2 вида были сведены в синоним. Позже были описаны еще 2 вида — *M. ninae* Kharadov, 1990 и *M. alaicum* Kharadov, 1994. Первый из них, вероятно, представляет собой вариант внутривидовой изменчивости *M. raropinne* (Schluger, 1957), а второй ничем не отличается от *M. kunitzkyi* Kudryashova, 1988 (Кудряшова, 1998).

Единственным отличительным признаком рода *Montivagum* является форма щита, остальные его признаки, указанные в диагнозе, встречаются и в роде *Leptotrombidium*. В связи с этим новый род не получил общего признания. Авторы монографии по клещам-краснотелкам Индии отмечают, что его диагностические признаки не могут служить основанием даже для подродового статуса и сводят *Montivagum* в синоним к *Leptotrombidium* (Fernandes, Kulkarni, 2003). Однако это суждение основывается на принятой авторами концепции таксономического ранга у клещей-краснотелок, которая не является обязательной. Во всяком случае, виды, входящие в состав *Montivagum*, образуют вполне естественную группу, какой бы ранг ей ни придавать.

Ранее нами были изучены особенности внутривидовой изменчивости у видов рода *Neotrombicula* Hirst, 1925 (Стекольников, 1998, и др.) и близкого рода *Hirsutiella* Schluger et Vysotzkaya, 1970 (Стекольников, 2001a, 2003), статус которого оспаривался так же как и статус рода *Montivagum*. Затем была изучена изменчивость трех близких видов рода *Leptotrombidium* (Стекольников, 2004). В настоящей работе представлены данные по внутривидовой изменчивости *M. dihumerales* (Traub et Nadchatram, 1967). Таким образом, создается возможность для сравнительного анализа микроэволюционного процесса в двух крупных надродовых комплексах клещей-краснотелок, которые включают множество видов, имеющих существенное медицинское значение. Эти данные также могут иметь значение для более надежного обоснования таксономического ранга *Montivagum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Было изучено 112 личинок из коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), собранных в следующих пунктах. Казахстан. Алма-Атинская обл., Нарынкольский р-н, Талас, хр. Кетмень, *Alticola argentatus* (Severtzov, 1879), 7 VIII 1984 (А. Б. Шатров), 12 L. Кыргызстан. Бишкек, Киргизский хр., урочище Ала-Арча, шель Малиновая, 1700 м, *A. argentatus*, 11 IX 1998 (Стекольников), 15 L; Джалал-Абадская обл., Аксыйский р-н, Сары-Челекский заповедник, урочище Ак-Таш, 2100 м, *Alticola argentatus*, 22, 24 VIII 1998 (Стекольников), 12 L; там же, урочище Туманьяк, 1600 м, *A. argentatus*, 28 VIII 1998 (Стекольников), 12 L; там же, урочище Верхний Кечкиль, 1900 м, *A. argentatus*, 300 VIII, 1 IX 1998 (Стекольников), 12 L. Таджикистан. Зап. Памир, Горно-Бадахшанская АО, р. Ванч, Вишхарвак, *Microtus* sp., «полевка», 5 VIII 1989 (С. Г. Медведев), 14 L. Пакистан. Вост. Гиндукуш, массив Тирич-Мир, долина Тирич-Гол, Шаньяк (Shekhniiyak), 3650 м, *Alticola roylei* (Gray, 1842), *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773), *Apodemus wardi* (Wroughton, 1908), 25 VII—12 VIII 1967 (М. Даниел), 35 L.

Для каждого экземпляра выполнялись промеры основных морфологических структур и подсчет числа щетинок. Измерения производились с помощью окуляр-микрометра, при увеличении объектива 40 \times . Для подсчета числа щетинок выполнялись рисунки идиосомы с дорсальной и вентральной сторон с использованием рисовального аппарата. Все промеры в статье даны в микрометрах (мкм, μm). Обозначения признаков приводятся согласно принятой в систематике краснотелок терминологии (Goff et al., 1982) с некоторыми изменениями, которые подробно описаны ранее (Стекольников, 2004). В настоящей работе также используется несколько новых показателей: D_1 , D_2 , D_3 — числа дорсальных щетинок идиосомы в 1, 2 и 3 рядах, D_c — число всех остальных дорсальных щетинок (расположенных каудальнее 3-го ряда). Обозначение Н используется в двойном смысле: как длина плечевых щетинок (в таблицах промеров) и как число плечевых щетинок (в таблицах счетных хетотаксических признаков). Математическая обработка данных проводилась по следующему плану.

1. Оценка достоверности различий между выборками по отдельным признакам. Так как материал включал всего 5 выборок из географически отдаленных друг от друга пунктов, несложно рассмотреть все различия между ними. Поскольку выбор критерия для такой оценки уже потребовал некоторого анализа данных (в частности, проверки на нормальность распределения), ему посвящен особый раздел статьи.

2. Изучение связей между признаками. Была построена матрица корреляций, основанная на коэффициенте ранговой корреляции Спирмена. Ее визуальная оценка позволяет заметить основные группы коррелирующих признаков. Кроме того, использовался коэффициент корреляции Пирсона r , который является более тонким инструментом анализа связей, однако предполагает нормальность распределения, что в нашем случае, как правило, не выполнялось. Впрочем, так как объем материала превышает 100 экз., нарушением нормальности можно пренебречь (StatSoft, 1999). Результат представлен в виде дендрограммы, построенной методом полной связи. В качестве меры расстояния между признаками использовалась разность $1 - r$, поскольку собственно коэффициент Пирсона является мерой близости, а не расстояния.

3. Описание сходств и различий между выборками по комплексу признаков. В качестве меры морфометрической дистанции использовалось евклидово расстояние, вычисленное для стандартизованных данных. Стандартизация была необходима, так как абсолютные значения некоторых промеров в нашем материале различаются почти на 2 порядка (например, сумма длин ног и ширина лапки ног III). Без стандартизации морфометрическая дистанция была бы почти эквивалентна различию по первому из этих признаков. Для представления порядка дистанций использовались графики, построенные методом многомерного шкалирования.

4. Сравнение выборок по показателю общего размера особи. «Общий размер» может пониматься и соответственно вычисляться по-разному (Bookstein, 1989). Мы понимаем под этим термином показатель, отражающий совместное варьирование всех или большинства количественных признаков. Для его вычисления использовался анализ главных компонент, основанный на матрице корреляций. Все статистические процедуры выполнялись с помощью программы STATISTICA 6.0.

Распределения значений признаков и выбор критерия для оценки различий между выборками

Выбор критерия для определения достоверности различий между выборками был связан с некоторыми затруднениями. Как известно, условиями применимости наиболее популярного критерия Стьюдента (t -критерия) являются нормальность распределения и равенство дисперсий. В нашем же случае достаточно уверенно предполагать нормальность распределения в генеральной совокупности можно было только для отдельных признаков, причем не во всех выборках. Так например, распределение значений длины PL (постеролатеральных щетинок счита) очень близко к нормальному в выборке из Тирич-Мира ($N = 35$) и сильно отклоняется от него в выборке из Сары-Челека ($N = 36$). Наоборот, NDV (число щетинок идиосомы) нормально распределено во второй выборке и не нормально — в первой (рис. 1). Часто очень по-разному распределены даже сильно коррелирующие между собой промеры сериально-гомологичных структур. Так, в выборке из Тирич-Мира близко к нормальному распределению значений PW (расстояние между двумя PL), но не AW (расстояние между двумя AL), которое имеет другую форму (рис. 1). Безусловно, не может быть и речи о нормальности в случае таких счетных признаков, как числа щетинок в отдельных рядах и тем более число плечевых щетинок.

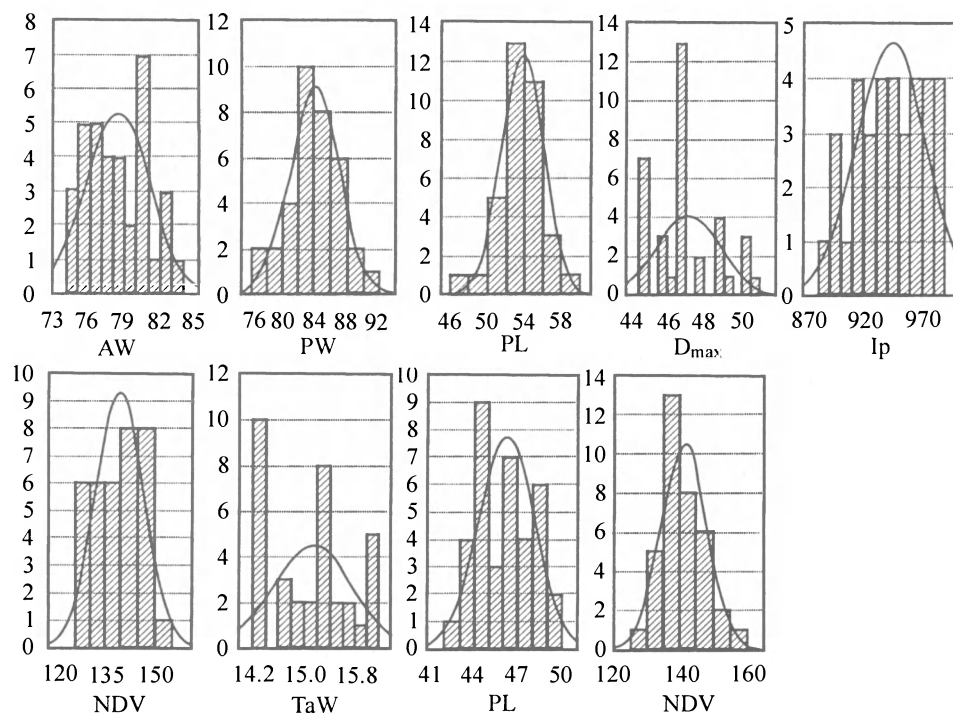


Рис. 1. Распределения значений некоторых признаков и аппроксимирующее нормальное распределение в выборках из Тирич-Мира и Сары-Челека (последние 2 графика).

Fig. 1. Distributions of some characters and the normal fit in the samples from Tirich-Mir and Sary-Chelek (last 2 plots).

Нарушения нормальности метрических признаков, очевидно, вызыва-ются как особенностями измеряемого объекта, так и способом измерения. В частности, при небольшом размахе значений признака становится заметной его дискретность, вызванная дискретностью шкалы окуляр-микрометра (Стекольников, 2001б). Значения, полученные при измерении, затем умно-жаются на коэффициент перевода делений микрометра в микроны, кото-рый в нашем случае был равен 1.8. В случае промеров парных структур сте-пень дискретности уменьшается за счет того, что значения таких признаков для данной особи вычисляются как средние двух промеров (взятых слева и справа). Два последних обстоятельства вполне объясняют, например, не-ожиданно резкое различие между распределениями длин сериально-гомоло-гичных щетинок PL и D_{\max} (у изученного вида наиболее длинными дорсаль-ными щетинками идиосомы являются краевые щетинки 1-го ряда, топо-логически близкие к H и PL) на рис. 1. У PL, во-первых, заметно больше размах значений и, во-вторых, измерению подвергались обе эти щетинки, тогда как для получения показателя D_{\max} измерялась одна щетинка. Показа-тель TaW (ширина лапки ног 3-й пары) также дискретен (рис. 1), хотя и не абсолютно, поскольку иногда ширина лапки при измерении не округлялась до целых значений, а бралось на глаз некоторое промежуточное значение. Кроме того, этот промер заметно асимметричен, что, очевидно, является уже примером морфологически обусловленного отклонения от нормаль-ности: при расплющивании лапки под предметным стеклом ее видимая ши-

рина в разной степени увеличивается, но существует стабильный нижний предел этого показателя — диаметр нерасплющенного членика.

Для определения степени близости данного распределения к нормальному, кроме визуальной оценки графиков, нами использовались критерии Колмогорова—Смирнова, Лилиефорса и Шапиро—Уилкса. При этом следует отметить, что объемы выборок в нашем материале являются довольно малыми, поэтому с уверенностью можно говорить только о том, что в определенных случаях распределение значений признака *не* является вполне нормальным, но не о том, что в других случаях оно таковым является. Вообще для надежного установления нормальности требуется очень большое число наблюдений (Орлов, 1987). Когда с помощью упомянутых критериев не удастся обнаружить значимых отклонений от нормальности, это может означать, что отклонения есть, но малый объем выборки не позволяет установить их с достоверностью. Иллюстрацией к этому могут служить результаты проверки на нормальность трех выборок из Сары-Челека по отдельности и вместе. В объединенной выборке достоверные отклонения от нормальности обнаружили в числе прочих 5 признаков (ASB, PSB, AL, D_{\min} и D_{\max}), которые в отдельных выборках таких отклонений не проявляли. Причем достоверных различий между распределениями значений этих признаков в отдельных выборках также не обнаружено. Проверка последнего обстоятельства производилась с помощью непараметрических двухвыборочных критериев Колмогорова—Смирнова и Вальда—Вольфовица, которые позволяют обнаружить различия между распределениями, имеющие любую природу — будь то различия средних или других параметров распределения (Гублер, Генкин, 1973; Закс, 1976), а также критерия Манна—Уитни (см. ниже).

В нашем материале далеко не всегда также были достаточно близкими дисперсии признаков в разных выборках. Критерии однородности дисперсии, предлагаемые пакетом STATISTICA (критерии Хартли, Бартлетта, Кохрена и Левена), нередко свидетельствовали о достоверных различиях между ними. Таким образом, как можно заключить, условия применимости *t*-критерия не выполняются для значительной и при этом трудно определимой части наших данных. В подобных ситуациях для оценки различий между выборками (точнее, для исключения тех случаев, когда выборки однородны, «одинаковы») применяют различные непараметрические (т. е. независимые от параметров выборки, в том числе ее объема и типа распределения значений переменных) критерии.

Нами для этой цели был избран критерий Манна—Уитни, именуемый также критерием Вилкоксона. Он является распространенной альтернативой *t*-критерию и в некоторых случаях имеет даже большую мощность (StatSoft, 2001), несмотря на то что в целом непараметрические критерии дают более грубую оценку, чем параметрические. Эти два критерия несколько различаются по своему содержанию: *t*-критерий сравнивает выборки с точки зрения равенства или неравенства средних значений, тогда как критерий Манна—Уитни сравнивает средние ранги (Bergmann et al., 2000), что можно проинтерпретировать как выяснение того, имеет ли распределение в одной выборке систематически большие значения, чем в другой (Moore, McCabe, 2005). Различие между критериями четко проявилось при сравнении выборок из Ак-Таша и Верх. Кечкиля по расстоянию между основаниями сенсилл (SB). Средние значения SB в этих выборках, каждая из которых включает по 12 экз., очень близки: 30.3 и 29.2 соответственно. Согласно *t*-критерию, это различие недостоверно (значение критерия 2.05, уровень

Таблица 1

Ранжированные значения расстояния между основаниями сенсилл (SB) в двух выборках

Table 1. Ranked values of the distance between the bases of sensilla (SB) in two samples

Ранг	Ак-Таш	Кечкиль	Ранг	Ак-Таш	Кечкиль	Ранг	Ак-Таш	Кечкиль
1	27.00		9		29.34	16	30.24	
2		27.72	11.5	29.70		19	30.60	
3		27.90	11.5		29.70	19		30.60
4		28.44	11.5		29.70	19	30.60	
6		28.80	11.5		29.70	21	31.14	
6	28.80		14		29.88	22	31.32	
6		28.80	16	30.24		23	32.40	
8	28.98		16		30.24	24	32.76	

достоверности 0.053). Однако, если посмотреть на ранжированные данные (табл. 1), то хорошо видно, что значения SB в 1-й выборке сильно сдвинуты вправо по ранговой шкале. В частности, 8 экз. из Ак-Таша имеют значения SB, большие 30, тогда как во 2-й выборке таких значений всего 2. В результате средние ранги в двух выборках заметно различаются (15.5 и 9.5), и критерий Манна—Уитни свидетельствует о достоверности этого различия на 5%-ном уровне ($p < 0.05$).

Следует отметить, что критерий Манна—Уитни плохо применим в тех случаях, когда число различающихся значений в выборке мало (Новиков, Новачадов, 2005). В нашем материале этим отличается показатель числа плечевых щетинок, который в выборке из Тирич-Мира принимает всего 2 значения: 4 и 5. Кроме того, этот критерий не вполне адекватно реализован в большинстве статистических пакетов для персональных компьютеров, в том числе и в пакете STATISTICA, что в некоторых случаях может приводить к существенной недооценке статистической значимости (Bergmann et al., 2000). Однако, поскольку наша работа имеет таксономическую направленность, недооценкой значимости различий, как правило, можно пренебречь. В отличие от экспериментальных исследований, где требуется выявление даже самых малых сдвигов (между контрольной и экспериментальной группами), в систематике используются только те различия, которые могут иметь диагностическое значение, т. е. достаточно большие. Их обнаружение мало зависит от того, насколько грубый критерий при этом используется.

Пакет STATISTICA осуществляет 3 варианта оценки различий с помощью критерия Манна—Уитни (соответственно получаются 3 значения p): простая аппроксимация нормальным распределением, аппроксимация с поправкой на наличие совпадений и упрощенный «точный» алгоритм, применимый только в случае отсутствия совпадений (Bergmann et al., 2000). В нашем материале, вследствие значительной дискретности даже метрических признаков, число совпадающих значений в сравниваемых выборках было довольно большим (примером может служить ряд значений SB в табл. 1). Поэтому поправка на наличие совпадений обычно давала иное, меньшее значение p , однако порядок этой величины оставался тем же. «Точный» алгоритм давал некоторое промежуточное значение.

Географическая изменчивость по отдельным признакам

Как показывает таблица промеров, изученный материал характеризуется заметной неоднородностью (табл. 2). Области значений ряда признаков не перекрываются или почти не перекрываются у разных выборок. Так например, у выборок из Таласа и Тирич-Мира не перекрываются области значений показателей H и D_{\max} , только слабо перекрываются области значений AW , PL , Ip и $TaIII$. Если учесть при этом, что в первой выборке число плечевых щетинок составляет 6–8 (обычно 6), а во второй — 4–5 (обычно 4), то такие формы при недостатке материала вполне могли бы быть описаны

Таблица 2
Значение количественных признаков в разных местах сбора
Table 2. Values of measurements in different collection localities

	N	AW	PW	SB	ASB	PSB
Талас	12	68–76(72)	72–82 (77)	27–35(30)	26–32(28)	14–20(17)
Сары-Челек	36	67–75(71)	73–83(77)	27–33(30)	27–32(30)	14–18(16)
Ала-Арча	15	72–78(75)	79–86(82)	30–37(32)	29–34(31)	14–18(17)
Ванч	14	71–79(76)	79–89(84)	30–34(32)	31–34(32)	16–20(18)
Тирич-Мир	35	74–84(78)	77–91(84)	32–38(34)	29–34(31)	16–20(18)

Таблица 2 (продолжение)

	SD	P-PL	AP	AM	AL
Талас	42–50(45)	12–16(14)	27–32(29)	36–43(40)	37–43(40)
Сары-Челек	43–50(46)	13–20(16)	24–30(27)	32–41(39)	36–43(40)
Ала-Арча	45–51(48)	12–16(14)	28–33(30)	39–47(43)	39–44(42)
Ванч	46–52(50)	14–20(16)	28–33(31)	39–44(41)	42–46(44)
Тирич-Мир	45–51(49)	13–18(16)	27–32(30)	41–53(46)	38–52(43)

Таблица 2 (продолжение)

	PL	H	D_{\min}	D_{\max}	Ip
Талас	43–47(45)	40–46(42)	28–32(30)	37–43(41)	812–895(846)
Сары-Челек	42–50(46)	39–47(42)	27–33(31)	38–45(42)	817–904(867)
Ала-Арча	43–51(48)	38–47(44)	31–40(32)	40–46(43)	869–920(891)
Ванч	46–52(49)	45–49(47)	32–38(35)	42–49(44)	878–950(918)
Тирич-Мир	47–60(54)	47–58(52)	29–36(33)	45–51(47)	882–986(942)

Таблица 2 (продолжение)

	DS	VS	NDV	$TaIII$	TaW
Талас	64–82(72)	54–71(62)	122–153(134)	74–82(77)	14–16(15)
Сары-Челек	70–91(78)	55–71(63)	128–159(141)	71–84(78)	14–16(16)
Ала-Арча	55–84(72)	55–69(60)	119–143(132)	77–83(80)	15–17(16)
Ванч	53–65(59)	55–71(62)	112–131(121)	81–87(85)	14–17(16)
Тирич-Мир	64–81(73)	56–75(66)	126–154(139)	81–94(89)	14–16(15)

Примечание. Приведены округленные до целых минимальные, максимальные и средние (в скобках) значения.

как самостоятельные виды. Однако, как показало изучение сборов всего лишь из 5 пунктов, эти формы образуются путем комбинирования признаков, каждый из которых на протяжении ареала вида широко варьирует. Поэтому расширение географии сборов должно вызвать неограниченное увеличение числа локальных форм, описание которых в качестве видов или даже подвидов было бы неоправданным.

Материал из Сары-Челека и Тирич-Мира включал соответственно по 3 и 2 выборки, взятые в разных местах сбора. Сравнение таких географически очень близких выборок дает нам основание для суждений о сущности различий между более удаленными выборками. Если бы различия между соседними выборками были велики, нельзя было бы утверждать, что различия между отдаленными выборками имеют географический смысл. Как оказалось, достоверные различия между соседними выборками существуют лишь по единичным признакам, причем их значимость относительно невелика (табл. 3). Не исключено, что эти данные отражают «различия между семьями» (Goksu et al., 1960): при небольшом объеме локальной выборки существует вероятность того, что ее значительную часть составляет генетически однородное потомство одной пары особей.

Сравнение выборок из разных пунктов дает значительно больше достоверных отличий (табл. 4). Так, наиболее морфометрически близкие выборки из Таласа и Сары-Челека обнаруживают значимые отличия по 9 признакам, причем для 5 из них уровень значимости составил 0.01 или 0.001. Следующая по близости пара выборок из Ала-Арчи и Ванча достоверно различается по 12 признакам и не различается только по 8, а 4 пары выборок не обнаруживают достоверных отличий всего по 2—3 признакам.

Отдельно рассмотрим различия по числу плечевых и дорсальных щетинок идиосомы. По числу плечевых щетинок изученный материал делится на 2 группы: 1) с 4 и более щетинками (Тирич-Мир, Ванч); 2) с 6 и более щетинками (Талас, Ала-Арча, Сары-Челек). Распределения по числу *N* в пределах этих групп резко асимметричны: экземпляры с числом плечевых щетинок, меньшим модального, не найдены. Разрыв между группами имеет очевидную морфогенетическую причину: промежуточный вариант с 5 плечевыми щетинками вряд ли может в принципе оказаться модальным, так как при этом существенно нарушается симметрия организма. Тем не менее связующее звено между группами найдено — это выборка из Ванча, в ко-

Таблица 3

Значимые различия между географически близкими выборками согласно критерию Манна-Уитни

Table 3. Significant differences between geographically close samples by the Mann-Whitney test

	Признак	Sum 1	Sum 2	U	Z	p	Z adj.	p
Ак-Таш (N = 12) и Верх. Кечкиль (N = 12)	SB	186.5	113.5	35.5	2.11	0.0351	2.12	0.0342
	D _c	193.5	106.5	28.5	2.51	0.0120	2.56	0.0105
Туманьяк (N = 12) и Верх. Кечкиль (N = 12)	TaIII	190.5	109.5	31.5	2.34	0.0194	2.35	0.0188
	D _c	196.0	104.0	26.0	2.66	0.0079	2.73	0.0064
Тирич-Мир (N = 20 и N = 15)	PSB	300.5	329.5	90.5	-1.98	0.0473	-2.00	0.0453
	P-PL	291.0	339.0	81.0	-2.30	0.0214	-2.31	0.0206
	Ip	453.0	177.0	57.0	3.10	0.0019	3.10	0.0019

Примечание. Sum 1, 2 — суммы рангов в 1-й и 2-й выборках; U — значение критерия Манна-Уитни; Z — значение аппроксимирующего нормального распределения; Z adj. — аппроксимация с поправкой на совпадения; p — статистическая значимость.

Таблица 4

Уровень значимости морфометрических различий между выборками согласно критерию Манна-Уитни

Table 4. Significance levels of the morphometric differences between samples by the Mann-Whitney test

	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	P-PL	AP	AM	AL
Талас — Ала-Арча	0.01	0.001	0.01	0.001	>0.1	0.01	>0.05	0.01	0.05	0.05
Талас — Сары-Челек	>0.05	>0.1	>0.1	0.01	0.05	>0.1	0.001	0.001	0.05	>0.1
Талас — Ванч	0.01	0.001	0.01	0.001	>0.1	0.001	0.001	0.01	>0.1	0.001
Талас — Тирич-Мир	0.001	0.001	0.001	0.001	>0.05	0.001	0.001	0.05	0.001	0.001
Ала-Арча — Сары-Челек	0.001	0.001	0.001	0.01	>0.05	0.01	0.001	0.001	0.001	0.01
Ала-Арча — Ванч	>0.05	0.05	>0.1	>0.05	0.05	0.01	0.01	>0.1	>0.05	0.01
Ала-Арча — Тирич-Мир	0.001	0.05	0.001	>0.1	0.01	>0.1	0.05	>0.1	0.001	>0.1
Сары-Челек — Ванч	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	>0.1	0.001	0.001	0.001
Сары-Челек — Тирич-Мир	0.001	0.001	0.001	0.01	0.001	0.001	>0.1	0.001	0.001	0.001
Ванч — Тирич-Мир	0.01	>0.1	0.001	0.05	>0.1	>0.05	>0.1	>0.05	0.001	0.05

Таблица 4 (продолжение)

	PL	H	D _{min}	D _{max}	lp	DS	VS	NDV	TaIII	TaW
Талас — Ала-Арча	0.01	0.05	0.01	0.05	0.001	>0.1	>0.1	>0.1	0.05	0.001
Талас — Сары-Челек	>0.1	>0.1	>0.05	>0.05	0.05	0.01	>0.1	0.05	>0.1	0.01
Талас — Ванч	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	>0.1	0.001	0.001	0.001
Талас — Тирич-Мир	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	>0.1	0.05	0.05	0.001	>0.1
Ала-Арча — Сары-Челек	0.05	0.01	0.01	>0.1	0.001	0.01	0.05	0.001	>0.05	0.01
Ала-Арча — Ванч	>0.1	0.001	0.01	0.05	0.01	0.001	>0.1	0.001	0.001	>0.1
Ала-Арча — Тирич-Мир	0.001	0.001	>0.1	0.001	0.001	>0.1	0.001	0.01	0.001	0.001
Сары-Челек — Ванч	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	>0.1	0.001	0.001	>0.05
Сары-Челек — Тирич-Мир	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.01	>0.1	0.001	0.01
Ванч — Тирич-Мир	0.001	0.001	0.05	0.001	0.05	0.001	0.01	0.001	0.001	0.001

Таблица 5
Распределение по числу плечевых щетинок (Н)
Table 5. Distribution by the number of humeral setae (H)

	Число плечевых щетинок					
	4	5	6	7	8	9
Талас			10	1	1	
Ала-Арча			11	2	2	
Сары-Челек			27	6	2	1
Ванч	8	2	3		1	
Тирич-Мир	30	5				

торой преобладают экземпляры с 4 щетинками, но достаточно часто встречаются и особи более чем с 5 щетинками (табл. 5). По числу дорсальных щетинок идиосомы в отдельных рядах изученный материал также обнаруживает значительную и достаточно дискретную изменчивость (табл. 6, 7). Не выявлены достоверные различия по этим признакам между выборками из Таласа и Ала-Арчи, а материал из Ванча резко обособлен от других выборок за счет значительно меньшего числа щетинок в первых 3 рядах.

Отметим, что интервальная характеристика значений, которая традиционно используется в систематике клещей-краснотелок, для таких признаков не всегда адекватна. Так например, интервалы значений D_2 в выборках из Ала-Арчи и Тирич-Мира практически одинаковы (15—23 и 15—24), в то время как различие средних достаточно велико (17.4 и 19.9). Но особенно показательно различие средних рангов при сравнении этих выборок: 14.8 и 29.9, т. е. в первой выборке средний ранг меньше в 2 раза! Таким образом, мы здесь имеем дело с существенным систематическим различием между значениями признака, о котором не дают никакого представления ни интервалы минимум—максимум, ни средние. Интересный результат дает также сравнение значений D_3 в тех же выборках. Интервал в 1-й выборке (9—18) немного сдвинут влево по сравнению со 2-й (10—20), в то время как среднее значение в 1-й выборке, напротив, несколько больше (15.9 против 14.2), а средний ранг больше в 1.7 раз (36.0 против 21.0). Эта противоречивость характеристик получается вследствие наличия в 1-й выборке выброса (значение 9); при его исключении интервал значений равен 15—18. Следовательно, при математической обработке таких признаков предпочтительны

Таблица 6
Число дорсальных щетинок идиосомы в 1—4 рядах
Table 6. The numbers of dorsal idiosomal setae in the 1—4th rows

	D_1	D_2	D_3	D_c
Талас	14—19 (17)	15—21 (17)	14—19 (16)	10—19 (16)
Ала-Арча	13—24 (18)	15—23 (17)	9—18 (16)	12—18 (15)
Сары-Челек	15—22 (18)	16—23 (19)	13—20 (17)	15—22 (18)
Ванч	12—15 (13)	10—16 (12)	10—16 (13)	11—21 (16)
Тирич-Мир	15—24 (19)	15—24 (20)	10—20 (14)	12—22 (16)

Примечание. Приведены минимальные, максимальные и округленные до целых средние (в скобках) значения.

Таблица 7

Уровень значимости различий по числу плечевых (H) и дорсальных (D) щетинок идиосомы в отдельных рядах согласно критерию Манна-Уитни

Table 7. Significance levels of the differences in the numbers of humeral (H) and dorsal (D) idiosomal setae in individual rows by the Mann-Whitney test

	H	D ₁	D ₂	D ₃	D _c
Талас — Ала-Арча	>0.1	>0.1	>0.1	>0.1	>0.1
Талас — Сары-Челек	>0.1	>0.1	0.01	>0.1	0.05
Талас — Ванч	0.01	0.001	0.001	0.001	>0.1
Талас — Тирич-Мир	0.001	0.01	0.01	0.01	>0.1
Ала-Арча — Сары-Челек	>0.1	>0.1	0.01	>0.1	0.001
Ала-Арча — Ванч	0.01	0.001	0.001	0.001	>0.1
Ала-Арча — Тирич-Мир	0.001	>0.05	0.001	0.001	>0.1
Сары-Челек — Ванч	0.001	0.001	0.001	0.001	0.05
Сары-Челек — Тирич-Мир	0.001	>0.1	>0.1	0.001	0.001
Ванч — Тирич-Мир	>0.05	0.001	0.001	>0.1	>0.1

показатели, основанные на рангах, к которым относится и критерий Манна—Уитни.

Таким образом, *M. dihumeralis* обнаруживает существенную географическую изменчивость по отдельным признакам. Теперь, чтобы выяснить относительное значение каждого из признаков, а также их групп в общем комплексе, необходимо изучить структуру корреляций между ними.

Связи между признаками

Как матрица корреляций, построенная на основе коэффициента Спирмена (табл. 8), так и дендрограмма, основанная на коэффициенте Пирсона (рис. 2), показывают, во-первых, ряд морфологически очевидных корреляций, которые обнаруживались и в других таксономических группах клещей-краснотелок (Стекольников, 1997). Показатели ширины щита (AW, PW, SB) сильно коррелируют друг с другом, особенно 2 первых. Исключительно тесно связаны между собой Ip (сумма длин ног) и TaIII (длина лапки ног III); таким образом, один из этих показателей оказывается избыточным. Сильно коррелируют длины щетинок AM, PL, H и D_{max}. Далее все эти 3 группы тесно связаны между собой, что дает возможность говорить о факторе «общего размера» клеща (Стекольников, 2001в). Показатели длины щита (ASB, PSB, AP) тяготеют к этому объединению, но между собой связаны слабее. Еще 2 показателя длин щетинок, AL и D_{min}, также образуют сателлитную группу. Очень слабо связан с другими признаками P-PL. Ширина лапки ног III (TaW) обнаруживает только очень слабую отрицательную корреляцию (–0.220) с числом вентральных щетинок идиосомы (VS).

Показатели числа щетинок идиосомы, DS и VS, совершенно не связаны друг с другом и слабо связаны с другими признаками, причем у DS эта связь отрицательная, т. е. число дорсальных щетинок идиосомы ни в коей мере не связано с «общим размером» особи. Поэтому оправдано рассмотрение составных частей этого показателя (D₁—D_c) в качестве отдельного комплекса признаков. В связи с этим также теряет значение сумма DS

Таблица 8
Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между признаками
Table 8. Spearman rank correlations between characters

	AW	PW	SB	ASB	PSB	P-PL	AP	AM	AL	PL	H	D _{min}	D _{max}	Ip	DS	VS
PW	0.856	—														
SB	0.778	0.800	—													
ASB	0.450	0.585	0.435	—												
PSB	0.552	0.538	0.443	0.225	—											
P-PL		0.216		0.317	0.342	—										
AP	0.664	0.685	0.615	0.566	0.430	−0.273	—									
AM	0.768	0.687	0.723	0.339	0.486		0.608	—								
AL	0.582	0.634	0.474	0.480	0.343		0.558	0.538	—							
PL	0.768	0.728	0.677	0.380	0.471		0.497	0.783	0.589	—						
H	0.790	0.723	0.738	0.355	0.487		0.546	0.811	0.584	0.892	—					
D _{min}	0.561	0.560	0.424	0.396	0.264		0.513	0.508	0.610	0.542	0.580	—				
D _{max}	0.709	0.642	0.675	0.368	0.440		0.459	0.715	0.565	0.846	0.864	0.570	—			
Ip	0.818	0.797	0.754	0.539	0.515		0.657	0.728	0.592	0.798	0.842	0.560	0.749	—		
DS	−0.236	−0.276	−0.207	−0.210	−0.196		−0.421		−0.355		−0.220	−0.390		−0.220	—	
VS	0.221	0.187	0.253		0.202			0.219		0.253	0.288		0.227	0.240		—
TallI	0.790	0.746	0.757	0.469	0.484		0.573	0.705	0.537	0.808	0.860	0.519	0.791	0.923	−0.206	0.279

Примечание. Приведены только корреляции, значимые на уровне 0.05. Полужирным шрифтом выделены значения больше 0.7.

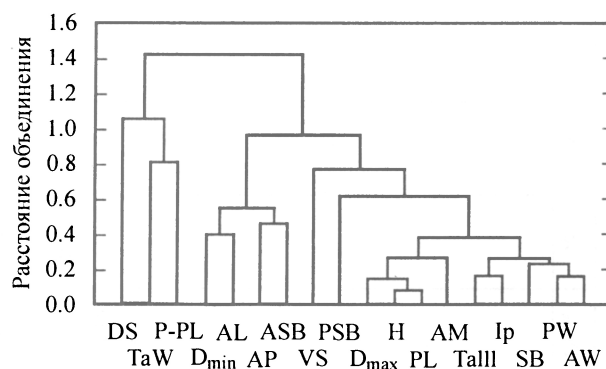


Рис. 2. Связи между признаками по результатам кластерного анализа (1 — коэффициент Пирсона, метод полной связи).

Fig. 2. Correlations between characters by the cluster analysis (1 — Pearson r , Complete Linkage).

и VS—NDV, которая обычно в таксономическом анализе используется для замены этих показателей. Такая замена имеет смысл, поскольку в каудальной области не существует очевидной границы между дорсальными и вентральными щетинками (Стекольников, 1999б). Но она возможна лишь в том случае, когда числа дорсальных и вентральных щетинок коррелируют друг с другом. Однако в нашем случае замена DS и VS на NDV привела бы к потере информации, поскольку 2 существенно разных, по-разному варьирующих признака, были бы заменены одним. Так, например, выборки из Ала-Арчи и Ванча значительно различаются по NDV, но это различие получается исключительно за счет дорсальных щетинок, в то время как по VS отличия между выборками нет. И наоборот, различие по NDV между выборками из Ала-Арчи и Тирич-Мира получается только за счет вентральных щетинок, а по DS они не отличаются (табл. 4).

Корреляции между числами дорсальных щетинок в отдельных рядах относительно невелики, что подтверждает значение каждого из этих признаков для таксономического анализа. Достаточно сильно коррелируют друг с другом только D_1 и D_2 (табл. 9). Наиболее самостоятельный признак — число каудальных щетинок. Быть может, это связано с тем, что отнесение этих щетинок к дорсальным или вентральным неоднозначно.

Таблица 9

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между показателями числа щетинок идиосомы

Table 9. Spearman rank correlations between the numbers of idiosomal setae

	VS	H	D_1	D_2	D_3
H	-0.280	—			
D_1	0.347		—		
D_2	0.301		0.642	—	
D_3		0.408	0.189	0.229	—
D_c					0.188

Примечание. Приведены только корреляции, значимые на уровне 0.05.

Сходства и различия между выборками по комплексу признаков

Поскольку, как показано выше, у *M. dihumeralis* показатели числа щетинок идиосомы независимы от морфометрических признаков, мы отдельно рассмотрим картины сходств и различий между выборками по той и другой группе показателей.

Картина сходств между выборками по числу щетинок идиосомы (рис. 3) имеет очевидные географические соответствия. Особенно близкими друг к другу оказываются 3 северные, Тяньшанские выборки — Талас, Ала-Арча и Сары-Челек (рис. 4). При этом 2 первые, северо-Тяньшанские выборки ближе друг к другу, чем к выборке из Сары-Челека (западный Тянь-Шань, приферганские районы). Южные выборки (Ванч и Тирич-Мир) морфологически далеки как от северных, так и друг от друга. Это, вероятно, является следствием их изоляции в долинах, окруженных высокими горными цепями Памира и Гиндукуша.

Мерные признаки дают другой результат (рис. 5). К выборке из Таласа ближе всего стоит выборка из Сары-Челека, затем следуют выборки из Ала-Арчи и Ванча, достаточно близкие друг к другу, и, наконец, выборка из Тирич-Мира, заметно удаленная от всех остальных. Поскольку географической интерпретации эта картина не поддается, следует попробовать отыскать ее экологический смысл. Упростим для этого картину сходств, расположив выборки в порядке увеличения общего размера особи. Для выделения общего размера используем анализ главных компонент. Как показывает график (рис. 6), варьирование большинства признаков связано с первым фактором, объясняющим более 56 % общей дисперсии, который мы и будем считать фактором общего размера. Сильнее всего с этим фактором связаны показатели длины ног, щетинок и ширины щита. Их связь друг с другом была уже продемонстрирована выше, при рассмотрении корреляций между признаками. Построим затем интервальный график значений первого фактора для всех 5 выборок, расположив их в порядке возрастания среднего значения фактора (рис. 7). Как мы видим, полученная последовательность совпадает с приведенной выше последовательностью расположения выборок на картине сходств по морфометрическим признакам (рис. 5).

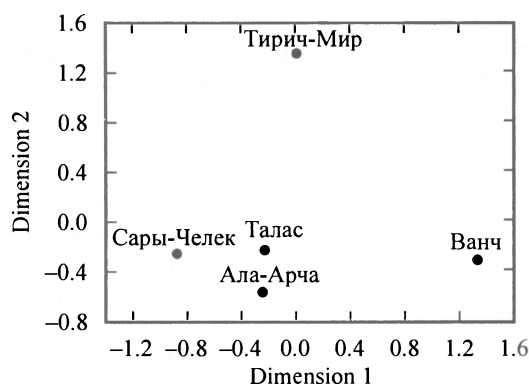


Рис. 3. Расстояния между выборками по результатам многомерного шкалирования (признаки VS, H, D₁, D₂, D₃, D_c).

Fig. 3. Distances between samples by the multidimensional scaling (characters VS, H, D₁, D₂, D₃, D_c).

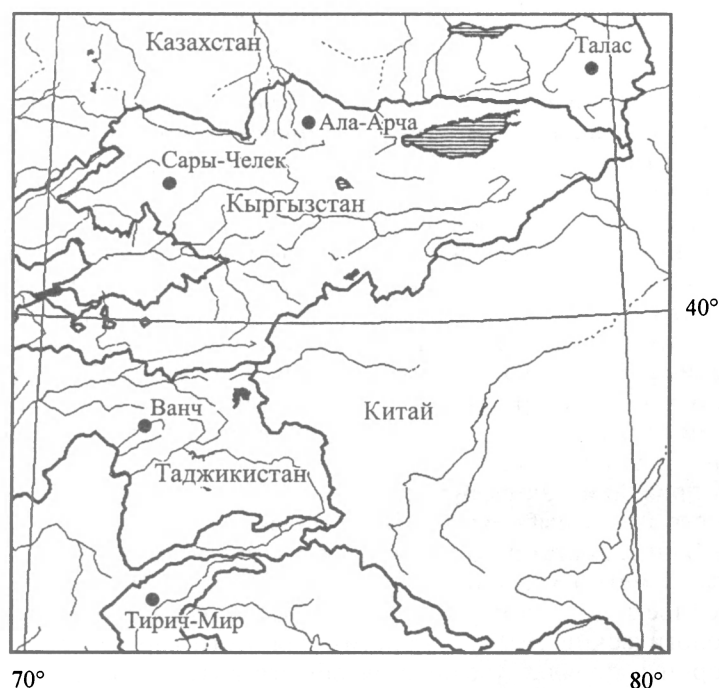


Рис. 4. Места сбора.

Fig. 4. Collection localities.

Не отличаются друг от друга по «общему размеру» выборки из Таласа и Сары-Челека, остальные же отличия между соседними выборками в этом ряду являются весьма четкими. Значимость различий подтверждается с помощью критерия Манна-Уитни: все они достоверны на уровне 0.001.

Экогеографические закономерности

Рассмотрим теперь характер ландшафта в местах сбора (рис. 4). Селение Талас Нарынского р-на Алма-Атинской обл. находится в отрогах хр. Кетмень, с вершинами, не достигающими 3500 м. Ближайшая гора высотой более 4000 м (Баскаркара, 4059 м) отстоит примерно на 60 км от места сбора. Сары-Челекский заповедник расположен в районе, примыкающем с севера к Ферганской долине. Высота хребтов, окружающих места сбора, не превышает 3000 м. Однако к северо-западу проходит Чаткальский хр.; примерно в 20—30 км от мест сбора его высота достигает 4500 м. Место сбора в урочище Ала-Арча находится в отрогах Киргизского хр., вершины которого в этом районе значительно выше 4000 м. В частности, менее чем в 20 км от места сбора находится пик Западный Аламедин (4875 м). Место сбора в долине р. Ванч окружено высокогорными массивами Западного Памира. С юго-востока проходит Ванский хр., множество вершин которого превышают 4500 м, а с севера — еще более высокий Дарвазский хр. В частности, примерно в 23 км от места сбора находится вершина-шеститысячник, гора Арнавад (6083 м). Наконец, выборка из Пакистана собрана примерно в

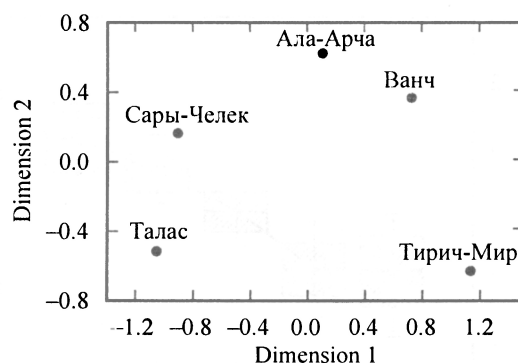


Рис. 5. Расстояния между выборками по результатам многомерного шкалирования (признаки AW, PW, SB, ASB, PSB, P-PL, AP, AM, AL, PL, H, D_{\min} , D_{\max} , Ip, TaIII, TaW).

Fig. 5. Distances between samples by the multidimensional scaling (characters AW, PW, SB, ASB, PSB, P-PL, AP, AM, AL, PL, H, D_{\min} , D_{\max} , Ip, TaIII, TaW).

14 км от вершины Тирич-Мир (7690 м) в непосредственной близости от языков Тиричского ледника, на высоте более 3500 м. Таким образом, по нарастанию высокогорного характера окружающего ландшафта места сбора расположены в таком порядке: Талас + Сары-Челек—Ала-Арча—Ванч—Тирич-Мир, что полностью совпадает с порядком расположения выборок по увеличению общего размера особи.

Следовательно, в данном случае выполняется экогеографическая закономерность, ранее обнаруженная нами у видов рода *Neotrombicula* (Стекольников, 1998, 1999а, 2002): размерные показатели особей увеличиваются с ростом холодности и влажности климата. Однако у *M. dihumale* в этой закономерности участвует большинство мерных признаков и можно говорить об экологической обусловленности общего размера особи, в то время как

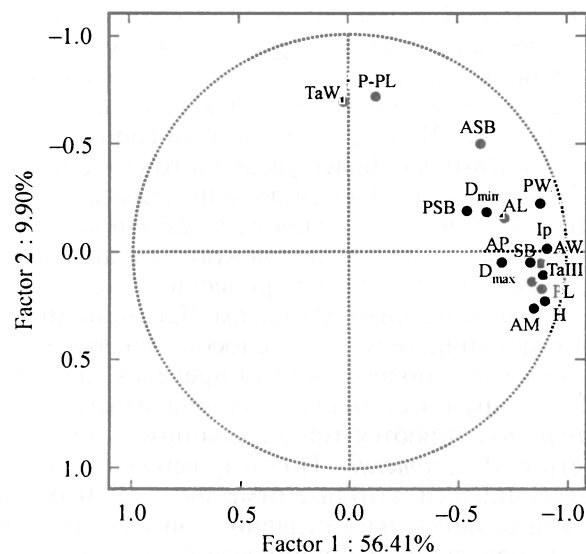


Рис. 6. Анализ главных компонент: значения первых 2 факторов для мерных признаков.

Fig. 6. Principal component analysis: factor coordinates of measured characters for first 2 factors.

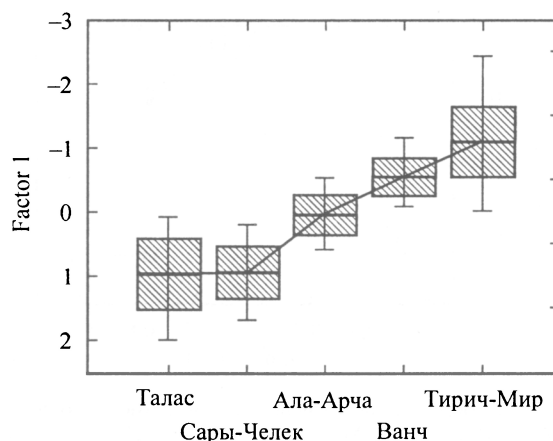


Рис. 7. Интервалы значений первого фактора (общий размер особи) для выборок: минимум, максимум и среднее \pm стандартное отклонение.

Fig. 7. Factor I (general size) scores for the samples: minimum, maximum, and mean \pm standard deviation.

у видов *Neotrombicula* экогеографическим закономерностям подчиняется только размер щита, в меньшей степени длины щетинок и редко некоторые другие признаки — число щетинок идиосомы или показатель $m-t$.

Сходные закономерности изменчивости были отмечены Н. И. Кудряшовой и у другого вида рода *Montivagum*, *M. raropinne*: «При $SD = 40-45$ и $AP = 22-23$ Ip всегда менее 800. При $SP = 43-49$ и $AP = 24-29$ Ip всегда более 800. Первое сочетание характерно для особей с Гиссарского хр., обитающих на высоте 1100—2300 м над ур. м. (горный лесной и субальпийский пояс). Второе сочетание характерно для особей из Западного Пакистана и окрестностей оз. Искандер-Куль в Таджикистане (3900 м над ур. м.)» (Кудряшова, 1988: с. 61). Как мы видим, при сравнении материала с разных высот отличие укладывается в рамки той же закономерности: у особей, собранных на большей высоте, длиннее щит (промеры SD и AP) и ноги (Ip). С другой стороны, упомянутый пакистанский материал был собран на небольшой высоте, 2135 м, и не в высокогорном ландшафте (Traub, Nadchatram, 1967). Поэтому для более уверенного суждения о направлениях изменчивости у *M. raropinne* требуются дополнительные исследования.

Интересно, что у 3 изученных видов рода *Leptotrombidium* экогеографическая изменчивость имеет противоположную направленность: длина ног, щетинок и некоторые другие морфометрические показатели уменьшаются с приближением к высокогорным массивам (Стекольников, 2004). Таким образом, данные по изменчивости могут способствовать обоснованию родового или, по крайней мере, подродового (в пределах *Leptotrombidium*) статуса рода *Montivagum*. С другой стороны, различия между 3 упомянутыми видами *Leptotrombidium* подчиняются той же закономерности, что и внутривидовая изменчивость у *M. dihumerae*. Поэтому вероятно, что те направления внутривидовой изменчивости, которые отмечаются у этих 3 видов в настоящее время, возникли сравнительно недавно, при их образовании, тогда как у предкового вида направление изменчивости было такое же, как у *M. dihumerae*. Не исключено также, что направления изменчивости каким-то образом связаны с экологией видов: представители *Leptotrombidium* являются

в основном обитателями леса, в то время как *M. dihumera* населяет открытые пространства. Против последнего предположения, впрочем, свидетельствует наличие одинаковой по направлению изменчивости у *M. dihumera* и лесного вида *M. raropinne*.

Межвидовые различия и видообразование в роде *Montivagus*

При анализе межвидовых различий в роде *Montivagus* достаточно явных экогеографических закономерностей не обнаруживается. Морфометрически мелкие виды *M. hirsutum* (Schluger, 1955), *M. latum* (Schluger, Kudryashova, 1969) и *M. raropinne* могут встречаться в тех же высокогорных местообитаниях, что и крупный вид *M. dihumera*. Обращает на себя внимание наличие в этом роде морфометрически очень близких между собой видов (рис. 8), различающихся по числу щетинок идиосомы (NDV), числу плечевых, коксальных и стернальных щетинок. Так, *M. hirsutum* и *M. oblongatum* (Schluger, Emeljanova, 1957) практически идентичны по всем промерам и отличаются по числу задних стернальных щетинок (4 у первого и 2 у второго вида) и числу щетинок идиосомы (NDV = 114—118 у первого и 132—168 у второго). *M. mongolicum* Kudryashova, 1988 отличается от *M. latum* только наличием 2 (против 4) плечевых щетинок (не исключено, что в действительности он является вариантом внутривидовой изменчивости *M. latum* — этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении). К обоим этим видам очень близок *M. kunitzkyi* Kudryashova, 1988, который отличается от них наличием 4 задних стернальных щетинок, 6 плечевых щетинок и большим числом щетинок идиосомы (122—133 против 72—91).

Таким образом, можно сделать вывод о том, что в настоящее время процесс видообразования в роде *Montivagus* сопровождается возникновением различий по числу щетинок различных типов и не затрагивает морфометри-

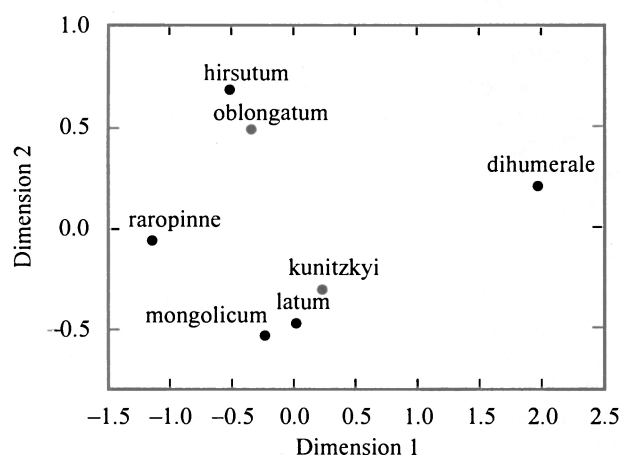


Рис. 8. Расстояния между видами рода *Montivagus* по результатам многомерного шкалирования (морфометрические данные взяты из книги Кудряшовой, 1998; признаки AW, PW, SB, ASB, PSB, AP, AM, AL, PL, Ip).

Fig. 8. Distances between species of the genus *Montivagus* by the multidimensional scaling (morphometric data acquired from Kudryashova, 1998; characters AW, PW, SB, ASB, PSB, AP, AM, AL, PL, Ip).

ческие признаки. Изменчивость, которая может служить основой для такого видообразования, была отмечена нами у *M. dihumeralis* — это вариации в числе плечевых и дорсальных щетинок идиосомы. Причем, как показано выше, различия по числу щетинок между локальными выборками имеют ясный географический смысл: географически близкие друг к другу выборки и морфологически более сходны. Опираясь на эти данные, можно предположить, что основной фактор видообразования в роде *Montivagum* — это значительная степень изолированности местных популяций, разделенных высокими горными хребтами Центральной Азии.

Региональный характер такого способа видообразования подтверждается сравнением с другими таксонами краснотелок. Так, совершенно иной характер имеет видообразование в роде *Hirsutiella*, происходящее в горах юга Восточной Европы, Кавказа и Закавказья. Здесь, судя по нашим данным, может иметь место экологическая дифференциация в пределах одной популяции, в дальнейшем способная приводить к видообразованию, а также обособление и превращение в самостоятельные виды крайних элементов географически протяженной клины (Стекольников, 2003). В результате, хотя дискретные хетотаксические признаки также имеют значение для дифференциации видов, ведущую роль при этом играют морфометрические показатели: возникают крупные высокогорные (или северные, или европейские) и мелкие низкогорные (южные, азиатские) виды. Причем и число щетинок идиосомы варьирует согласованно с мерными признаками, внося свой вклад в показатель «общего размера» особи. Таким образом, экогеографические закономерности наблюдаются на уровне межвидовых различий.

В разных частях ареала широко распространенной группы видов *Neotrombicula talmiensis* (Schluger, 1955), вероятно, осуществляются различные способы видообразования. Так, вид *N. sympatrica* Stekolnikov, 2001 включает ряд форм, которые, по-видимому, возникли в результате географической изоляции. Это формы, найденные в Туве, Сары-Челеке (Киргизия) и Лчашене (Армения). Их таксономический статус нуждается в дальнейшем изучении (Стекольников, 2001б). Вместе с тем тот же вид на Западном Кавказе образует четкие высотные клины (Стекольников, 2002). Возможно, что именно в результате обособления крайнего варианта клины от азиатского вида *N. sympatrica* отделился южноевропейский вид *N. carpathica* Schluger et Vysotskaya, 1970. Современная область симпатрии этих видов на Западном Кавказе, в которой они четко различаются между собой (Стекольников, 2001б), имеет, очевидно, вторичное происхождение.

Экогеографические закономерности, как отмечалось выше, обнаруживаются и при сравнении кавказских видов рода *Leptotrombidium*, близкородственного *Montivagum* (Стекольников, 2004). Здесь видообразование явно было связано с морфометрической изменчивостью предкового вида. Напротив, если рассмотреть данные по неродственной группе, роду *Microtrombicula* Ewing, 1950, но взять его центральноазиатских представителей, то обнаружится картина, аналогичная наблюдаемой в роде *Montivagum*: ведущую роль в разграничении близких видов играют числа стеральных, коксальных, плечевых и дорсальных щетинок идиосомы (Кудряшова, 1998; Fernandes, Kulkarni, 2003), а также присутствие или отсутствие подплечевых щетинок (Daniel, Stekolnikov, в печати).

Автор выражает благодарность за предоставление материала А. Б. Шатрову, С. Г. Медведеву (ЗИН РАН) и М. Даниелу (M. Daniel, School of Public Health, Institute for Postgraduate Medical Education, Прага, Чехия).

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 03-04-49664) и Министерством науки Российской Федерации (грант НШ-1664.2003.4).

Список литературы

- Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л.: Медицина, 1973. 142 с.
- Закс Л. Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. 598 с. (Пер. с нем.).
- Кудряшова Н. И. К ревизии рода *Leptotrombidium* (Trombiculidae) фауны СССР. Выделение нового рода *Montivagum* gen. n. // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 1. С. 58—70.
- Кудряшова Н. И. Клещи-краснотелки (Acariformes, Trombiculidae) Восточной Палеарктики // Сб. Тр. Зоол. музея МГУ. М.: КМК Scientific Press, 1998. Т. 39. 342 с.
- Новиков Д. А., Новочадов В. В. Статистические методы в медико-биологическом эксперименте (типовые случаи). Волгоград: Изд-во ВолГМУ, 2005. 84 с. <http://www.mtas.ru/uploads/medstat.pdf>.
- Орлов А. И. О применении статистических методов в медико-биологических исследованиях // Вестн. АМН СССР. 1987. № 2. С. 88—94.
- Стекольников А. А. Географическая изменчивость клеща-краснотелки *Neotrombicula autumnalis* и отношение этого вида к *N. caucasica* stat. nov. (Trombiculidae) // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 5. С. 397—413.
- Стекольников А. А. Экогеографическая изменчивость клеща-краснотелки *Neotrombicula delijani* Kudryashova, 1977 (Acari, Trombiculidae) // Энтомол. обозр. 1998. Т. 77, вып. 1. С. 229—238.
- Стекольников А. А. Ревизия клещей-краснотелок группы *vulgaris* (Trombiculidae, *Neotrombicula*) // Паразитология. 1999а. Т. 33, вып. 5. С. 387—403.
- Стекольников А. А. Систематика клещей-краснотелок группы *pagayoi* (Trombiculidae, *Neotrombicula*) // Паразитология. 1999б. Т. 33, вып. 6. С. 465—481.
- Стекольников А. А. Внутривидовая изменчивость хетотаксии клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* (Acari: Trombiculidae) // Паразитология. 2001а. Т. 35, вып. 1. С. 19—26.
- Стекольников А. А. Новые виды и симпатрические отношения клещей-краснотелок группы *talmiensis* (Trombiculidae, *Neotrombicula*) // Паразитология. 2001б. Т. 35, вып. 6. С. 496—518.
- Стекольников А. А. Систематика клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* Schluger et Vysotskaya, 1970 (Acari, Trombiculidae) // Энтомол. обозр. 2001в. Т. 80, вып. 1. С. 219—242.
- Стекольников А. А. Изменчивость клещей-краснотелок группы *talmiensis* рода *Neotrombicula* Hirst, 1925 (Acari, Trombiculidae) в областях симпатрии на Западном Кавказе // Энтомол. обозр. 2002. Т. 81, вып. 3. С. 761—777.
- Стекольников А. А. Внутривидовая изменчивость и симпатрия близкородственных видов клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* (Acari: Trombiculidae) // Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 4. С. 281—297.
- Стекольников А. А. Изменчивость *Leptotrombidium europaеum* и двух близких к нему новых видов клещей-краснотелок (Acari: Trombiculidae) с Кавказа // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 388—405.
- Bergmann R., Ludbrook J., Spooren W. P. J. M. Different outcomes of the Wilcoxon-Mann-Whitney test from different statistics packages // American Statistician. 2000. Vol. 54, N 1. P. 72—77.
- Bookstein F. L. «Size and shape»: a comment on semantics // Syst. Zool. 1989. Vol. 38, N 2. P. 173—180.
- Daniel M., Stekol'nikov A. A. Three new species and new records of chigger mites (Acari: Trombiculidae) from East Hindukush, Pakistan // Acarologia. (В печати).
- Fernandes S., Kulkarni S. M. Studies on the trombiculid mite fauna of India // Rec. Zool. Surv. India. 2003. Occ. Paper No. 212. P. 1—539.
- Goff M. L., Loomis R. B., Welbourn W. C., Wrenn W. J. A glossary of chigger terminology (Acari: Trombiculidae) // Journ. Med. Entomol. 1982. Vol. 19, N 3. P. 221—238.
- Goksu K., Wharton P. W., Yunker C. E. Variation in populations of laboratory-reared *Trombicula* (*Leptotrombidium*) *akamushi* (Acarina: Trombiculidae) // Acarologia. 1960. Vol. 2, N 2. P. 199—209.

- Moore D. S., McCabe G. P. Introduction to the practice of statistics. 5th ed. W. H. Freeman & Co, 2005. 800 p. http://bcs.whfreeman.com/ips5e/content/cat_080/pdf/moore15.pdf.
- StatSoft, Inc. Электронный учебник по статистике. М.: StatSoft, 1999. <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.
- StatSoft, Inc. Nonparametrics statistics notes — Mann-Whitney U test. STATISTICA electronic manual. STATISTICA (data analysis software system), version 6. Tulsa, Oklahoma: StatSoft, 2001. <http://www.statsoft.com>.
- Traub R., Nadchatram M. New species of chiggers of the subgenus *Leptotrombidium* from the mountains of West Pakistan // Journ. Med. Entomol. 1967. Vol. 4, N 1. P. 1—11.
- Vercammen-Grandjean P. H., Langston R. The chigger mites of the World (Acarina: Trombiculidae & Leeuwenhoeiidae). Vol. III. *Leptotrombidium* complex. San Francisco: George Williams Hooper Foundation, Univ. California, 1976. 1061 p.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 3 X 2005

GEOGRAPHICAL VARIATION IN THE SPECIES *MONTIVAGUM DIHUMERALE* AND SPECIATION IN CHIGGER MITES (ACARI: TROMBICULIDAE)

A. A. Stekolnikov

Key words: chigger mites, Trombiculidae, *Montivagum dihumerale*, geographical variation, eco-geographical rules, speciation.

SUMMARY

Intraspecific morphological variation of the chigger mite species *Montivagum dihumerale* (Traub et Nadchatram, 1967) is studied. Eco-geographic rules of the variation are revealed. General size of mites is found to be increased along with the rise of the high-mountain character of the landscape in the collection localities. The numbers of idiosomal setae are varied independently from the size parameters and geographically close populations are proved to be the most similar by these characters. At the same time, numbers of the setae of different types play the leading role in the discrimination of closely related *Montivagum* species, while the eco-geographical rules have not been found in this genus at the level of interspecific differences. As a result, the hypothesis is set up, that a significant degree of isolation of local populations separated from each other by high mountain ranges of the Central Asia is the main factor of speciation in the genus *Montivagum*. Regional character of this speciation mode is confirmed by the comparison with other chigger mites taxa.